

林分密度对刺槐人工林土壤养分和微生物群落的影响

张佳凝¹, 张建军^{1,2}, 赖宗锐¹, 赵炯昌¹,
胡亚伟¹, 李 阳¹, 卫朝阳¹

(1. 北京林业大学水土保持学院, 北京 100083; 2. 山西吉县森林生态系统国家野外
科学观测研究站, 山西 吉县 042200)

摘 要: 土壤养分水平和微生物群落结构特征是评估人工林生态系统服务功能的重要指标。为探究干旱半干旱地区人工林林分密度对土壤养分与微生物群落的影响,以黄土高原东缘 30 a 生刺槐(*Robinia pseudoacacia*)人工林为研究对象,基于 Reineke 林分密度效应法则和区域管理标准,将林分划分为低密度(950~1350 株·hm⁻²)、中密度(1600~2050 株·hm⁻²)和高密度(2400~3300 株·hm⁻²)组。通过野外调查、土壤养分测定及 16S rRNA 和 ITS 高通量测序,系统分析了林分密度对土壤养分、微生物群落及其生态互作关系的影响,对于优化人工林密度和实现可持续经营具有重要意义。结果表明:土壤全氮、硝态氮、全碳和有机碳含量随林分密度增加而提高,尤其在高密度组中差异显著($P<0.05$);有效磷含量则在中密度组达到峰值。细菌群落主要由变形菌门(38.70%)、放线菌门(19.37%)、芽单胞菌门(8.23%)和绿弯菌门(7.71%)构成,其中高密度组放线菌门的相对丰度显著高于低密度组($P<0.05$);在真菌群落中,子囊菌门(51.79%)、被孢霉门(30.70%)和担子菌门(10.07%)为优势菌门。高密度组细菌和真菌群落多样性显著增强,Shannon 指数和 Chao1 指数均显著提高($P<0.05$)。PCoA 分析显示,中、低密度组的细菌群落结构呈现聚集性,并与高密度组存在显著差异($P<0.05$);真菌群落结构在不同密度组间未表现出显著差异。Mantel 检验表明,细菌和真菌群落结构均与土壤全氮显著相关($P<0.05$)。共现网络分析显示,适度提高林分密度能够增强微生物群落的互作强度与复杂性,当林分密度超过 2400 株·hm⁻²时,网络稳定性下降,不利于资源高效利用。综上所述,林分密度处于 1600~2050 株·hm⁻²时,能够有效提高土壤养分水平,并优化微生物群落结构,从而为黄土高原刺槐人工林的生态系统管理与可持续经营提供科学依据。

关键词: 林分密度; 刺槐人工林; 土壤养分; 微生物群落; 干旱半干旱地区

干旱半干旱地区拥有丰富而独特的生物多样性资源,但其生态系统始终面临着严重退化的风险^[1]。中国的干旱半干旱地区总面积为 4.55×10^6 km², 占国土总面积的 47%, 是全球主要的干旱国家之一, 自改革开放以来,我国实施了多项大规模生态工程,其中人工造林在生态修复中发挥了重要作用。黄土高原地区作为我国生态修复的重点区域,通过人工造林有效控制了土壤退化,促进了植被恢复^[2]。其中刺槐(*Robinia pseudoacacia*)因其耐旱、耐贫瘠和固氮能力强等特点,被广泛应用于黄土高原地区

的生态修复工程^[3]。然而,随着造林规模的迅速扩大,部分区域的刺槐人工林出现了生长缓慢和质量下降的问题,不适宜的林分密度已被确认为是限制人工林生态服务功能的重要因素之一^[4]。

林分密度作为森林结构的核心指标,调节着光照、温度和水分等环境因素的分布,对维持森林生态系统平衡具有重要作用^[5]。研究表明,适宜的林分密度有助于增强人工林的水源涵养能力,可以通过降低地表蒸发和增强土壤入渗,有效提高土壤水分含量,减少土壤干旱的风险;相反,不适宜的林分

收稿日期: 2024-06-07; 修订日期: 2024-11-21

基金项目: 国家重点研发计划基金(2022YFF130040103)

作者简介: 张佳凝(2000-),女,硕士研究生,主要从事林业生态工程研究. E-mail: alcreed@163.com

通讯作者: 张建军. E-mail: zhangjianjun@bjfu.edu.cn

密度则会加剧土壤干旱,影响植被健康^[6]。此外,适宜的林分密度还能优化光资源分配,提高光合效率,促进生物量积累,提升生产力^[7]。在资源相对贫瘠的黄土高原地区,林分密度的选择尤为关键。过高的林分密度会增加人工林对水资源的需求,甚至可能超过当地水资源的承载能力,导致土壤水分过度消耗,加剧干旱与土壤退化^[8]。当黄土高原刺槐人工林的林分密度处于800~2200株·hm⁻²时,土壤入渗能力会随着林分密度增加而提高,并在2200株·hm⁻²时达到峰值^[9]。此外,当林分密度处于1950~2450株·hm⁻²时,林下植被的物种多样性和生物量积累均达到最佳状态,有助于刺槐人工林更好地发挥其生态服务功能^[6]。这些研究为优化林分密度调控策略、充分发挥人工林的生态服务功能提供了重要的科学依据。

选择适宜的林分密度是优化黄土高原刺槐人工林管理的关键策略^[10]。随着研究的深入,林分密度对土壤微环境的调控机制逐渐受到更多关注。相比于传统的生物量或植被覆盖度等生态评价指标,土壤微环境对林分密度的变化更为敏感,特别是在土壤养分和微生物群落等方面,能够在更小尺度上精确地反映出人工林生态系统对林分密度变化的响应,是衡量人工林生态系统服务功能的重要指标^[11]。研究发现,林分密度的变化显著影响土壤的物理性质、养分含量和化学计量比^[12]。当刺槐人工林密度处于1850株·hm⁻²时,土壤有机质及全氮含量达到最高,土壤结构也更有利于林下植物生长,而过低或过高的密度均不利于土壤养分积累^[13]。另有研究表明,中等密度(1800株·hm⁻²)的刺槐林可以有效促进土壤养分积累^[14]。然而,目前关于黄土高原刺槐人工林的研究大多聚焦于单一因素对林分密度的响应,对于不同林分密度下土壤养分与微生物群落之间的互作关系的研究相对较少^[15]。综上所述,本研究以黄土高原东缘30 a生刺槐人工林为对象,系统分析不同林分密度下土壤养分含量和微生物群落的变化特征,并进一步探讨二者之间的互作机制,以期调控黄土高原地区刺槐人工林密度、提高生态系统服务功能及实现可持续经营提供科学依据。

1 数据与方法

1.1 研究区概况

研究区位于黄土高原东南部的山西吉县森林

生态系统国家野外科学观测研究站(110°39′45″~110°47′45″E, 36°14′27″~36°18′23″N),属山西省临汾市吉县。该研究区属温带大陆性季风气候,多年平均气温为10℃,年均降水量为579 mm,降水主要集中在6—9月的生长季节。土壤类型较为贫瘠,主要为褐土,可分为3个亚类,即丘陵褐土、普通褐土和淋溶褐土,抗侵蚀性差,易受侵蚀。目前,土地覆盖类型包括森林、灌木林、草地、农田、果园和居住区。该站的人工生态林主要由20世纪末退耕还林工程和中日政府间技术合作项目所栽植的刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、侧柏(*Platycladus orientalis*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)等树种组成^[16]。

1.2 样地设置及调查

于2022年6月在吉县站区蔡家川流域内,选择林龄为30 a的不同林分密度刺槐人工林作为研究对象。设置3个林分密度组,每组布设8个20 m×20 m的标准样方,共计24块刺槐林样地,每块样地内布设5个取样点,共计120个取样点。研究区及站点分布情况见图1。在每个样地内进行每木检尺,记录树高、胸径、冠幅以及郁闭度等。使用罗盘仪测定每个样地的坡度、坡向;使用GPS数据采集仪测定海拔高度。样地的基本信息见表1。

1.3 样品采集

2022年6月,在样地内清除地面枯枝落叶和表层浮土,采用五点取样法(图1),使用AMS常规根钻(型号为209.02,长度60 cm,直径5 cm)采集0~10 cm深度的土壤样品。每次采样后,使用70%酒精对根钻进行消毒处理,以防止样品间的交叉污染。将每个样地中采集的5份土壤样品混合均匀,形成一个混合样品。使用孔径为2 mm的筛子,除去土壤中的大颗粒和杂质。将过筛后的样品装入无菌密封袋中,每袋50 g。一部分样品置于装有干冰的保温箱中,迅速运回实验室,存放于-20℃冰箱,随后用干冰运送至广州美格基因科技有限公司,用于DNA提取和高通量测序。另一部分样品(1000 g)在室内常温下自然风干,参照土壤理化性质测定标准,经研磨和过筛(使用孔径为0.25 mm的筛子)后,进行土壤养分测定。

1.4 土壤养分测定

全氮(Total Nitrogen, TN)含量采用浓硫酸-高氯酸混合消煮-凯氏定氮法测定;铵态氮(NH₄⁺-N)含量采用氯化钾溶液浸提-靛酚蓝比色法测定;硝态氮

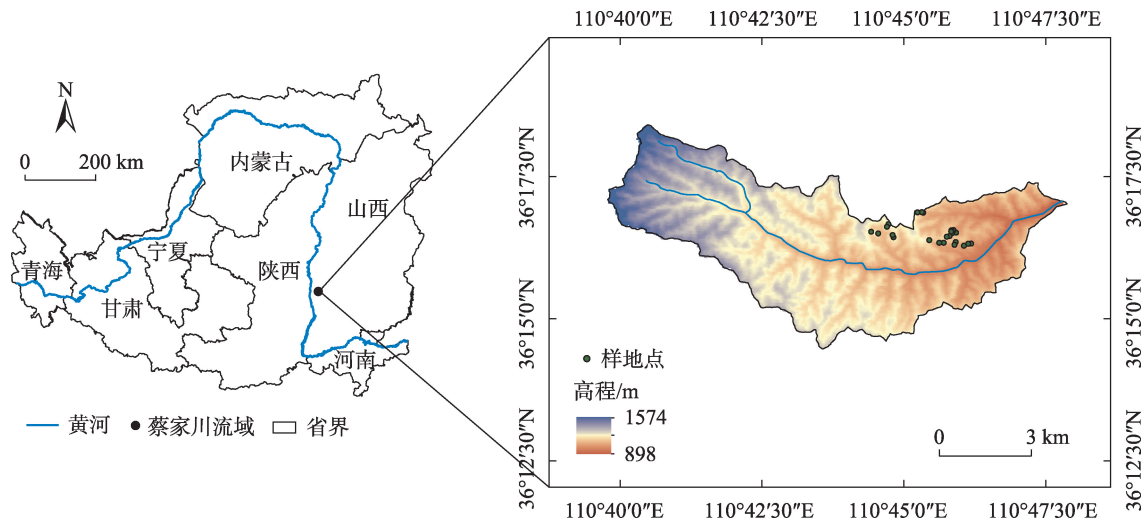


图1 样地分布示意图

Fig. 1 Map of sampling sites

表1 不同林分密度组人工林样地概况

Tab. 1 Information of the plantations sample plots with different stand densities

分组	林分密度 (株·hm ⁻²)	海拔 /m	坡位	坡向	平均 坡度/(°)	平均 树高/m	平均 胸径/cm	平均 地径/cm	平均水 平冠幅/m	平均顺 坡冠幅/m	主要林 下植被
低密度	1218.75±141.89	1133.49±42.05	中坡	阳坡	23.31±4.91	10.53±1.07	13.12±2.13	16.93±1.98	4.03±0.22	4.76±0.39	茅莓、青杞、 黄刺玫、铁 杆蒿
中密度	1893.75±135.46	1102.90±43.57	中坡	阳坡	24.00±7.65	8.89±1.09	9.93±1.22	13.77±1.46	3.67±0.27	4.04±0.35	藨草、黑麦 草、茅莓、青 蒿、白首乌
高密度	2723.25±297.09	1098.41±36.26	中坡	阳坡	21.13±15.43	7.11±1.35	8.30±1.04	11.63±1.30	3.19±0.32	3.85±0.62	藨草、茅莓、 青蒿、铁杆 蒿、菱蒿、黄 刺玫、茜草

注:表内数据均为不同林分密度组下的平均值±标准差。

(NO₃-N)含量采用氯化钾溶液浸提-紫外分光光度法测定;全碳(Total Carbon, TC)含量使用元素分析仪测定;有机碳(Soil Organic, SOC)含量采用重铬酸钾外加热法测定;全磷(Total Phosphorus, TP)含量采用浓硫酸-高氯酸混合消煮-钼锑抗比色法测定;有效磷(Available Phosphorus, AP)含量采用碳酸氢钠-钼锑抗比色法测定^[17]。

1.5 微生物测序

使用 NanoDrop One DNA 提取试剂盒(Thermo Fisher Scientific, MA, USA)完成土壤样品中核酸的提取。使用引物对 412F(5'-AACMGGATTAGATACCKG-3')和 465R(5'-ACGTCATCCCCACCTTCC-3')对细菌 16S rRNA 基因序列的 V5-V7 区进行 PCR

扩增^[18],使用 ITS2(5'-GCATCGATGAAGAACGCAGC-3')和(5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3')对真菌 ITS 基因序列进行 PCR 扩增^[19]。PCR 反应条件为: 94 ℃ 预变性 5 min, 94 ℃ 变性 30 s, 52 ℃ 退火 30 s, 72 ℃ 延伸 30 s, 循环 30 次, 最终 72 ℃ 延伸 10 min, 使用 1% 琼脂糖凝胶电泳检测 PCR 扩增产物的长度和浓度。根据 GeneTools 软件(Version 4.03.05.0, SynGene)的分析结果,按平衡比例混合 PCR 产物。混合后的 PCR 产物使用 EZNA 凝胶提取试剂盒(Omega Bio-tek, USA)纯化。文库构建使用 NEBNext® Ultra™ DNA 文库,文库质量在 Qubit®2.0 荧光计(Thermo Fisher Scientific, MA, USA)和 Agilent 生物分析仪 2100 系统(Agilent Technologies, Waldbron,

Germany)上进行质检评估。最终在 Illumina Hiseq 2500 平台上进行测序,并使用 USEARCH 软件借助 DADA2 方法进行拼接和过滤,按照 $\geq 99\%$ 相似度聚类为特征单元(ASV),将其比对至 UNITE 真菌数据库和 SILVA 细菌数据库进行物种注释,最后,按最小样本序列将得到的数据抽平后,进行土壤微生物群落结构分析,测序工作委托广州美格基因科技有限公司(Guangdong Magigene Biotechnology Co., Ltd. Guangzhou, China)完成。

1.6 数据分析

使用 R 语言(v.4.3.1)进行数据统计分析与可视化。首先,对数据进行预处理,包括检验数据正态性和方差齐性,对于不符合正态分布的数据进行 log 转换。然后,在不同林分密度组间,对土壤养分含量、土壤微生物 α 多样性、土壤微生物门水平群落组成的相对丰度和网络拓扑属性等数据进行单因素方差分析(one-way ANOVA),并采用 Tukey 事后检验(Tukey's post hoc test)对各变量的显著性差异进行检验,显著性标准均为 $P<0.05$ 。土壤微生物 α 多样性分析使用“vegan”包,选取 Shannon 指数、Simpson 指数、Chao1 指数和 Goods coverage 指数代表微生物 α 多样性指标;利用“vegan”包进行基于 Bray-Curtis 距离的主坐标分析(Principal Co-ordinates Analysis, PCoA),并通过 adonis2 函数实施置换多变量方差分析(PERMANOVA),并设置 999 次随机置换,分析不同密度组间的微生物群落结构差异;使用 Gephi 0.9.2 构建可视化网络,利用“igraph”包将微生物群落相关系数矩阵转化为数据文件,并计算网络拓扑参数,包括节点数、边数、正相关数量、平均度、平均路径长度和网络直径等;使用“vegan”包进行 Mantel 分析,以评估微生物群落结构与土壤养分含量之间的 Pearson 相关性;使用“vegan”包进行 VPA 分析,量化不同环境因子(如土壤养分、林分结构等)对微生物群落变异的独立与交互贡献比例。

2 结果与分析

2.1 林分密度对土壤养分含量的影响

林分密度显著影响土壤养分含量,其中土壤全氮、硝态氮、全碳、有机碳和有效磷含量在不同林分密度组间差异显著,而铵态氮和全磷在各组间未表现出显著差异($P>0.05$)。在高密度组中,全氮($F=4.52, P=0.02$)、硝态氮($F=3.36, P<0.05$)和全碳($F=4.122, P=0.04$)含量显著高于低密度组,高密度组有机碳含量显著高于中密度组($P=0.01$)和低密度组($P=0.01$)。此外,中密度组的有效磷含量最高,显著高于低密度组($F=5.17, P=0.01$)。除有机碳外,中、高密度组间其他土壤养分含量无显著差异($P>0.05$) (表2)。

2.2 林分密度对土壤微生物群落结构和多样性的影响

2.2.1 微生物群落组成 研究共获得 1394145 条细菌序列,按样品最小序列数(52931)抽平后,保留了 108763 条细菌序列,划分为 4018 个 OTUs,涵盖 36 个门、88 个纲、173 个目、246 个科、401 个属和 200 个种;真菌序列共计 1183974 条,按照样品最小序列数(11324)抽平后保留了 11520 条,划分为 700 个 OTUs,涵盖 16 个门、54 个纲、126 个目、289 个科、572 个属和 945 个种。

在细菌群落中,相对丰度 $\geq 1\%$ 的主要菌门包括酸杆菌门(Acidobacteria)、放线菌门(Actinobacteria)、拟杆菌门(Bacteroidetes)、绿弯菌门(Chloroflexi)、芽单胞菌门(Gemmatimonadetes)、硝化螺旋菌门(Nitrospirae)、髌骨细菌门(Patescibacteria)、变形菌门(Proteobacteria)、疣微菌门(Verrucomicrobia)。其中,放线菌门在不同林分密度组间的相对丰度存在显著差异,高密度组的放线菌门相对丰度显著高于低密度组($F=4.53, P=0.02$) (图 2a)。在真菌群落中,相对丰度 $\geq 1\%$ 的主要菌门包括子囊菌门(Asco-

表2 不同林分密度人工林土壤养分含量(均值 \pm 标准误差, n =样本量)

Tab. 2 Soil nutrient content of plantations with different forest densities (mean \pm standard error, n =sample size)

分组	全氮/(g \cdot kg $^{-1}$)	铵态氮/(mg \cdot kg $^{-1}$)	硝态氮/(mg \cdot kg $^{-1}$)	全碳/(g \cdot kg $^{-1}$)	有机碳/(g \cdot kg $^{-1}$)	全磷/(g \cdot kg $^{-1}$)	有效磷/(mg \cdot kg $^{-1}$)
低密度组($n=40$)	0.65 \pm 0.17b	10.05 \pm 2.39a	9.01 \pm 3.66b	23.44 \pm 3.00b	5.34 \pm 1.33b	0.56 \pm 0.04a	1.64 \pm 0.61b
中密度组($n=40$)	0.80 \pm 0.34ab	10.10 \pm 2.63a	11.14 \pm 3.21ab	23.91 \pm 2.03ab	5.41 \pm 1.62b	0.55 \pm 0.04a	2.99 \pm 1.02a
高密度组($n=40$)	1.10 \pm 0.38a	10.27 \pm 3.00a	15.43 \pm 7.25a	28.32 \pm 5.39a	8.01 \pm 1.38a	0.53 \pm 0.06a	2.53 \pm 0.87ab

注:同行不同字母表示存在显著差异($P<0.05$)。

mycota)、担子菌门(Basidiomycota)和毛霉菌门(Mortierellomycota),但门水平真菌群落的相对丰度在不同林分密度组间差异不显著($P>0.05$)(图2b)。

2.2.2 微生物群落 α 多样性分析 高密度组的细菌群落在Shannon多样性指数和Chao1丰富度指数上显著高于中密度组($P<0.05$),但Simpson多样性指数和Goods coverage测序深度指数在各组间无显著差异($P>0.05$)(图3a)。在真菌群落中,高密度组的Shannon多样性指数显著高于中密度组($P<0.05$),但

Simpson多样性指数、Chao1丰富度指数和Goods coverage测序深度指数在各组间均无显著差异($P>0.05$)(图3b)。

2.2.3 微生物群落结构分析 基于Bray-Curtis距离的主坐标分析(PCoA)显示,细菌群落的第一轴和第二轴的累计解释率为19.44%,而真菌群落的累计解释率为27.50%。在细菌群落中,中、低密度组样本呈现显著聚集性,与高密度组存在明显差异,且林分密度对细菌群落结构的解释率为19.44%($R^2=$

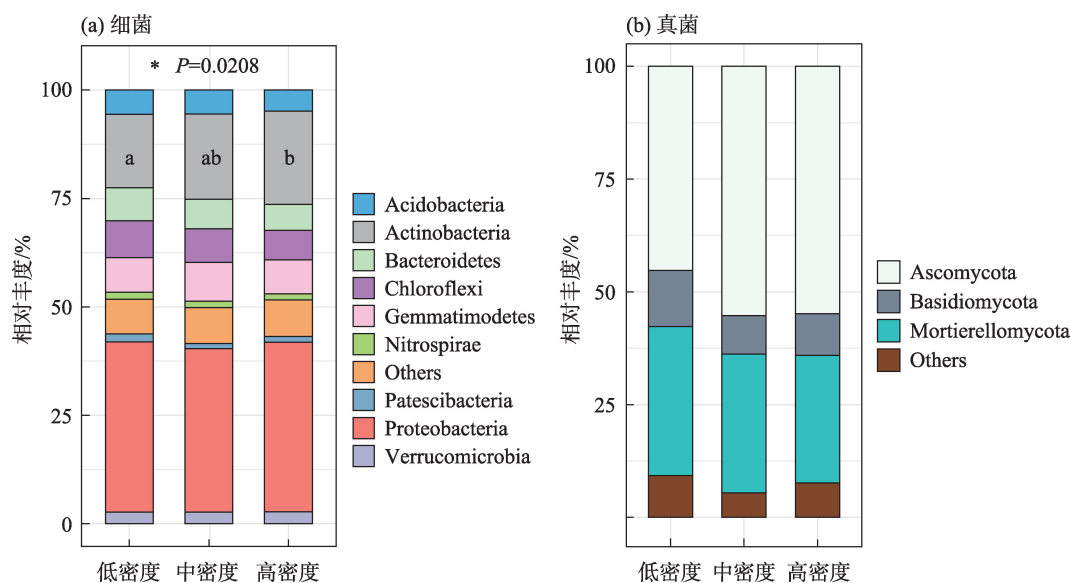


图2 土壤微生物群落门水平相对丰度

Fig. 2 Relative abundance of soil microbial community at phylum level

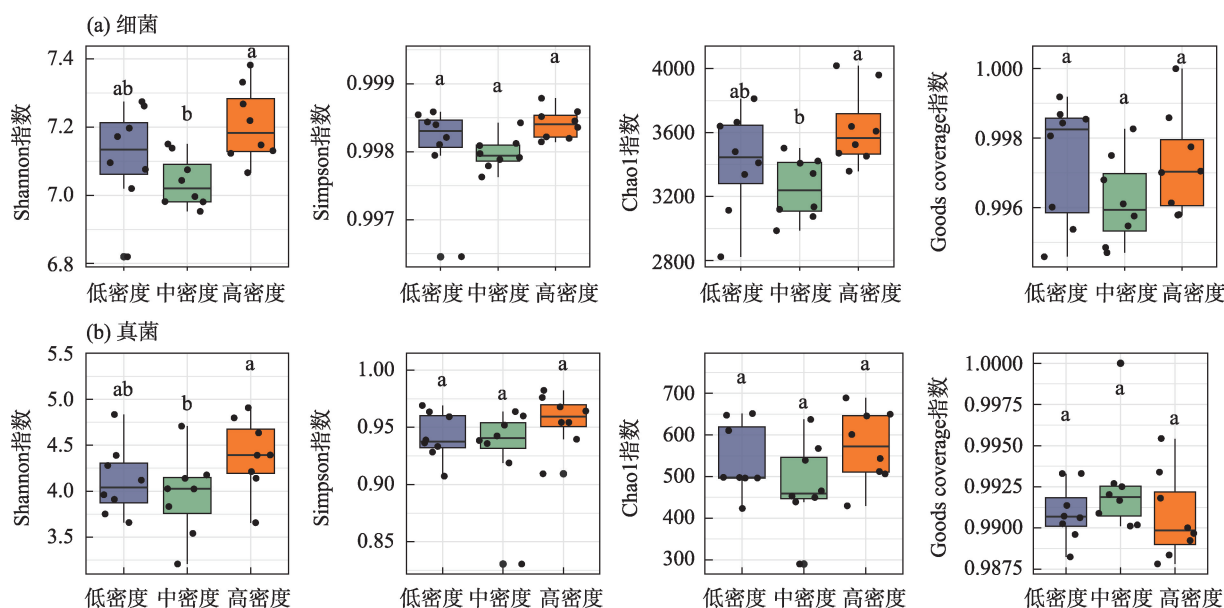


图3 不同林分密度组土壤微生物群落 α 多样性分析

Fig. 3 Analysis of soil microbial community alpha diversity in forest stands with different density groups

0.13),表明林分密度对细菌群落结构具有显著影响($P=0.03$)(图4a)。真菌群落结构在不同林分密度组间的差异不显著($P>0.05$)(图4b)。

2.2.4 土壤微生物群落 α 多样性与林分密度的相关性分析 林分密度对细菌与真菌 α 多样性的影响存在差异。研究选取 Shannon 指数、Simpson 指数、Chao1 指数和 Goods coverage 指数作为 α 多样性指标,并采用线性回归模型分析其与林分密度的关系。结果显示,在细菌群落中,Shannon 指数和 Chao1 指数与林分密度呈显著正相关($P<0.05$),而

Simpson 指数和 Goods coverage 指数与林分密度不呈现显著相关($P>0.05$),表明林分密度增加有助于提高细菌多样性(图5a);在真菌群落中,各 α 多样性指数与林分密度之间均未表现出显著相关性($P>0.05$)(图5b)。

2.3 林分密度对土壤微生物群落共现网络结构的影响

图6展示了不同林分密度组间土壤细菌和真菌的共现网络,通过网络拓扑属性分析微生物群落间的互作机制(表3)。高密度组的细菌和真菌网络在

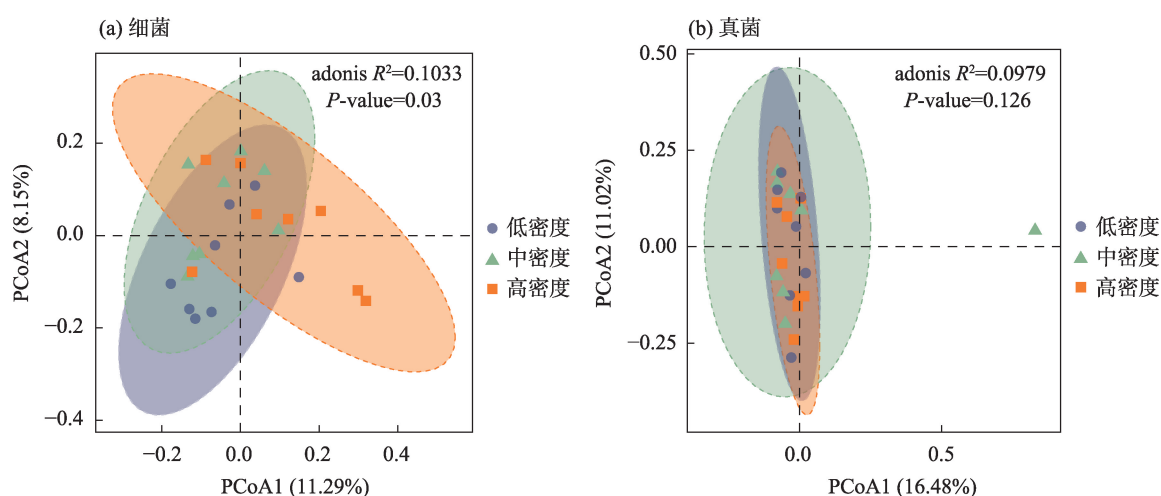


图4 不同林分密度组土壤微生物群落结构的主坐标分析(PCoA)

Fig. 4 Principal coordinate analysis (PCoA) of soil microbial community structure in forest stands with different density groups

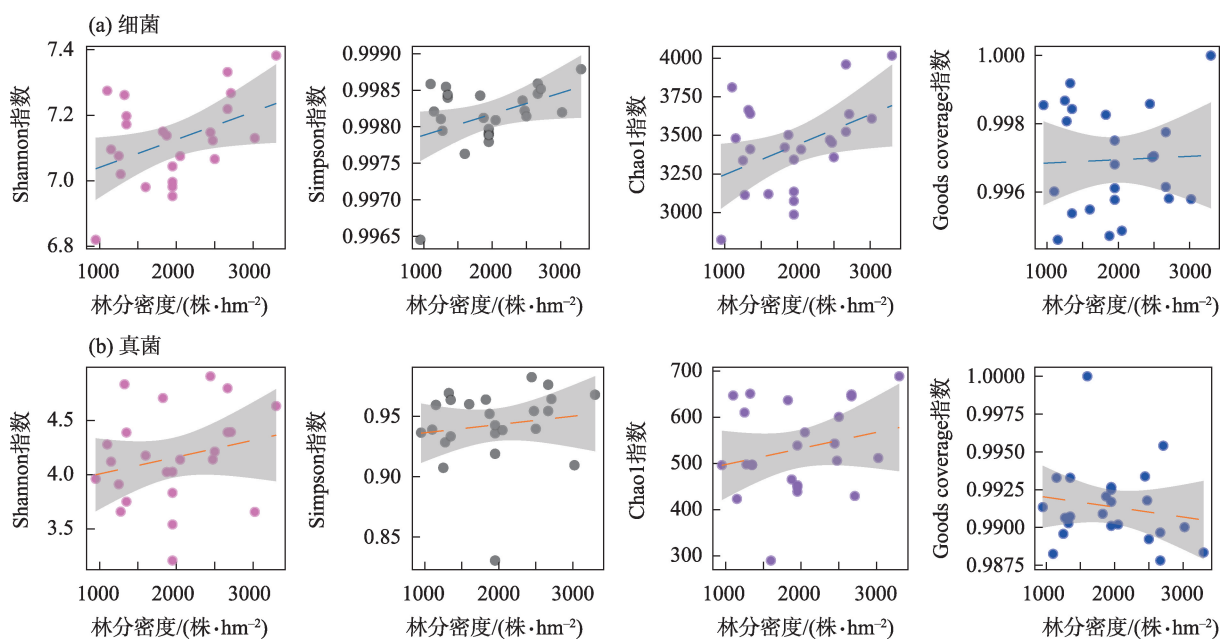


图5 土壤微生物群落 α 多样性指数与林分密度的线性回归模型

Fig. 5 Linear regression model of soil microbial community alpha diversity indices and forest stand density

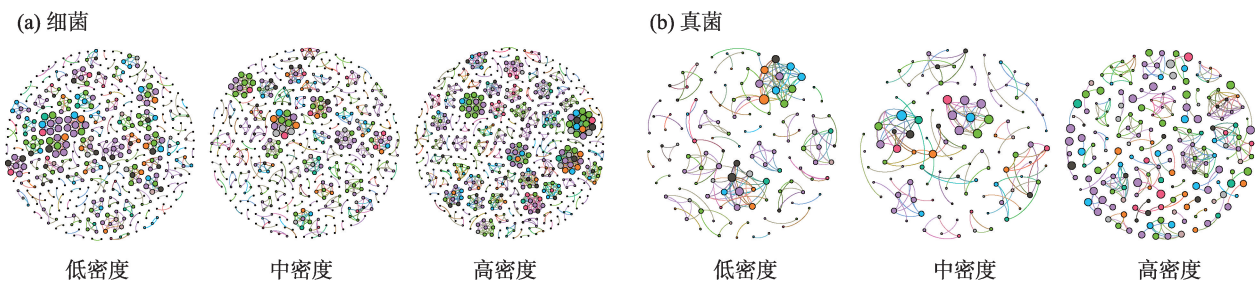


图6 不同林分密度组土壤微生物共现网络图

Fig. 6 Co-occurrence network of soil microbial communities in forest stands with different density groups

表3 不同林分密度组人工林土壤微生物共现网络拓扑参数

Tab. 3 Soil nutrient content of plantations with different forest densities

网络拓扑参数	细菌			真菌		
	低密度	中密度	高密度	低密度	中密度	高密度
节点数	434	450	536	126	111	189
边数	609	698	1239	197	142	294
正相关数	606	696	1234	197	142	294
负相关数	3	2	5	0	0	0
平均度	2.81	3.10	4.62	3.13	2.56	3.11
平均路径长度	1.04	1.02	1.06	1.24	1.14	1.22
网络直径	2.98	1.99	1.99	1.98	1.98	3.97
网络密度	0.01	0.01	0.01	0.03	0.02	0.02
聚类系数	0.99	0.99	0.99	0.9	0.94	0.94

节点数和边数上均高于中、低密度组,高密度组细菌网络的节点数为536,边数为1239,均明显高于中密度组(节点数450,边数698)和低密度组(节点数434,边数609)。在细菌和真菌网络中,正相关关系数量远多于负相关关系。高密度组细菌网络的正相关数达到1234,高于中密度组(696)和低密度组(606);负相关关系在各组中较少,分别为3、2和5。在真菌网络中仅观察到正相关关系,高密度组真菌网络的正相关数量为294,明显高于中密度组(142)和低密度组(197)。在平均路径长度方面,细菌网络在各密度组之间差异较小,表现出较稳定的节点连通效率;而在真菌网络中,中密度组的平均路径长度最低(1.14),且网络直径较小(1.98),表现出较高的连通效率和稳定性。在网络密度和聚类系数方面,细菌网络的网络密度(均为0.01)和聚类系数(均为0.99)在不同密度组间保持一致;真菌网络的网络密度在低密度组中最高(0.03),而中、高密度组均为0.02;聚类系数在中、高密度组中较高(0.94),明显高于低密度组(0.90)(表3)。

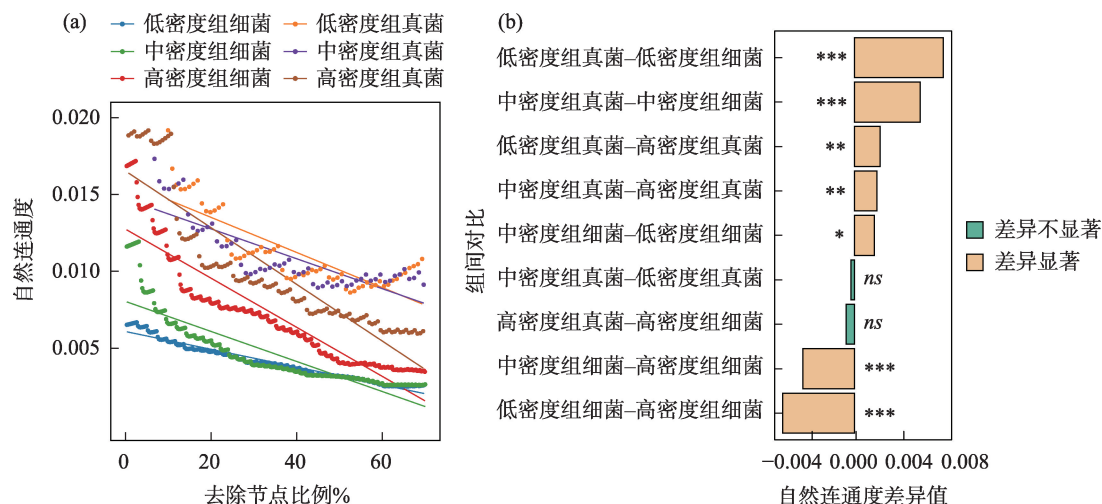
通过逐步去除节点来估计微生物网络稳定性,

以评估微生物共现网络中自然连通度下降的速度,其斜率绝对值越小,微生物网络越稳定。结果显示,相比于低、中密度林分,高密度林分下的细菌网络结构更脆弱,抗毁性较低。在真菌群落中,中密度林分下的网络对节点移除最为稳定,而低、高林分密度下,真菌网络对节点移除的敏感性较高,表明中密度林分中真菌网络的稳定性更强(图7a)。

自然连通度分析显示(图7b),不同林分密度组间的微生物网络自然连通度存在显著差异。在低密度组中,真菌的自然连通度显著高于细菌($P<0.001$),中密度组中也表现出相似的趋势,真菌的自然连通度同样显著高于细菌($P<0.001$),然而在高密度组中,细菌和真菌自然连通度无显著差异($P>0.05$)。此外,低密度组细菌的自然连通度显著低于中、高密度组细菌,而真菌的自然连通度在3个密度组之间无显著差异($P>0.05$)。

2.4 土壤养分与土壤微生物群落结构的交互影响

Mantel 检验结果显示,全氮与细菌群落结构之间存在显著正相关关系($R=0.14, P=0.02$),表明全氮是影响细菌群落结构的重要因素。其他土壤养分



注:*表示在 $P<0.05$ 水平上显著;**表示在 $P<0.01$ 水平上显著;***表示在 $P<0.001$ 水平上显著;ns表示无显著性差异。

图7 不同林分密度组土壤微生物网络自然连通度

Fig. 7 The natural connectivity of soil microbial networks in different stand density groups

指标(如铵态氮、硝态氮、全碳、有机碳、全磷和速效磷)与细菌群落结构之间未发现显著相关性($P>0.05$)。在真菌群落中,全氮、铵态氮和全磷与真菌群落结构均呈显著正相关($R=0.12, P=0.04; R=0.12, P=0.04; R=0.12, P=0.03$)(图8)。

方差分解分析(VPA)结果显示,土壤养分含量对真菌群落结构的解释力为32.33%,高于对细菌群落结构的解释力(25.44%)。林分特征对细菌和真菌群落结构的解释力相近,均约为17.00%。此外,土壤养分含量和林分特征对真菌群落结构的共同解释力为10.17%,高于对细菌群落结构的共同解释力(5.00%),表明土壤养分和林分特征在真菌群落结构中具有较强的协同作用(图9)。

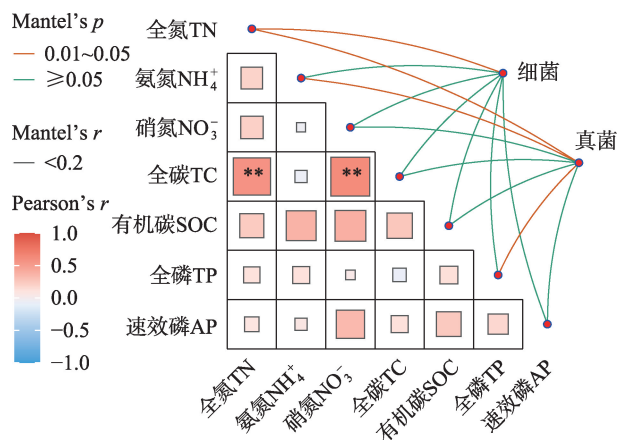


图8 土壤微生物群落结构与土壤养分相互关系

Fig. 8 Interrelationships between soil microbial community structure and soil nutrients

3 讨论

3.1 林分密度对土壤养分含量的影响

研究表明,林分密度显著影响黄土高原刺槐人工林土壤中的全氮、硝态氮、全碳、有机碳及有效磷含量^[20]。具体而言,高密度林分中全氮、硝态氮、全碳和有机碳的含量显著高于低密度林分,而中密度林分中有效磷的含量显著高于低密度林分。随着林分密度的增加,枯落物的累积也相应增加,这些枯落物在微生物的作用下逐步分解,促进了土壤养分循环并提高了养分水平^[21]。此外,高密度林分通常伴随着更激烈的树木间竞争,促进了根系活动及根系分泌物的释放^[22]。这些根系分泌物

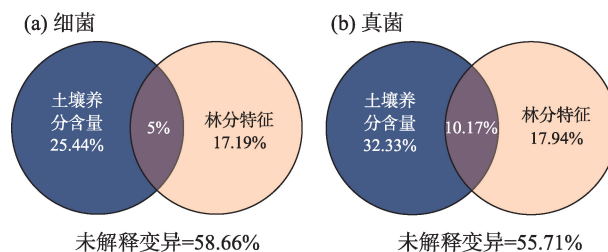


图9 不同环境因子对土壤微生物群落结构的方差分解分析(VPA)

Fig. 9 Variance partitioning analysis (VPA) of different environmental factors on soil microbial community structure

不仅能够改变土壤酸碱度和土壤孔隙结构等理化性质,还可以提高土壤养分的可利用性,为微生物

提供更适宜的生长环境,从而增强微生物活性,进一步加速有机质分解与养分释放^[23]。中密度林分中有效磷含量显著高于低密度林分,这可能与土壤中磷的矿化过程相关,有效磷含量是评估土壤供磷能力的关键指标,对植被生长具有重要意义^[24]。低密度林分中植被覆盖度较低,裸露的表层土壤更易受外部环境的影响,导致磷流失加剧^[25],相比之下,中、高密度林分枯落物分解所产生的磷积累超过了林木的吸收需求,使得土壤中磷含量逐渐增加^[26]。此外,铵态氮和全磷含量在不同林分密度组间无显著差异,这可能是由于铵态氮和全磷更易受水分和温度等环境因素的影响,对林分密度变化的响应较为稳定^[27]。此外,本研究发现,除有机碳外,中、高密度组间的其他土壤养分含量差异不显著,而中密度林分的全磷和有效磷含量略高于高密度林分,这可能归因于中密度林分中更适宜的土壤通气性和水分条件,既促进了磷的矿化过程,同时也维持了其他养分含量的相对平衡^[28]。

土壤养分含量与林分密度之间并非简单的正相关关系,过低或过高的林分密度均不利于养分利用效率的提高^[29],本研究结果进一步支持了这一观点。例如,研究发现中密度组的土壤有机碳含量显著低于高密度组,这一现象可能与高密度组中树木间更强的竞争关系有关,这导致枯落物的累积增多,从而提升了土壤有机碳含量^[30]。这一结果反映了林分密度与土壤碳动态之间的复杂关系,表明高密度林分虽然能够提升有机碳含量,但也可能伴随着资源的过度竞争。综上所述,本研究发现林分密度处于1600~2050株·hm⁻²时,有助于维持较高且稳定的土壤养分水平,促进人工林土壤肥力的提升,同时也为微生物提供了适宜的生存环境,有利于维持人工林生态系统的健康与稳定性。

3.2 林分密度对土壤微生物群落结构和多样性的影响

林分密度的变化对土壤微生物群落结构特征具有显著影响,尤其是对特定细菌类群的相对丰度。在细菌群落中,变形菌门、酸杆菌门、放线菌门和绿弯菌门为优势菌门,这些细菌在土壤养分循环中发挥着关键作用^[31]。研究结果表明,尽管大多数细菌门的相对丰度在不同林分密度组间无显著差异,但放线菌在高密度林分中的相对丰度显著增加,这可能归因于放线菌具有较强的分解复杂有机

物的能力,因此,可以更好地适应高密度林分中复杂但有机质丰富的环境^[32]。相比之下,其他细菌类群可能面对林分密度变化表现出较强的适应性。例如,酸杆菌通常对土壤酸碱度和养分变化具有较强耐受性;变形菌则能通过多样的形态和代谢途径适应不同的环境条件;而绿弯菌门能够在多种环境中生存,包括厌氧条件和低光环境,因此在不同林分密度组间的相对丰度较为稳定^[33]。真菌群落中,子囊菌门、担子菌门和毛霉菌门为优势类群,其相对丰度在各林分密度组间未表现出显著差异。这表明真菌群落对林分密度变化具有较强的适应性,主要得益于真菌分解复杂有机物和维持养分循环的生态功能特性,使其能够在不同环境条件下生存并持续发挥功能^[34]。

微生物 α 多样性是衡量人工林土壤健康和生态系统稳定性的重要指标,Shannon指数和Simpson指数用于衡量微生物群落的丰富度和均匀度,Chao1指数估算潜在物种多样性,而Goods Coverage指数则反映测序的覆盖率^[35]。本研究发现,高密度组的细菌和真菌群落Shannon指数显著增加,这与以往研究一致,可能归因于高密度林分中更丰富的营养资源和复杂的栖息环境,促进了微生物丰富度的提升^[36]。Simpson指数在各密度组间无显著差异,表明尽管丰富度增加,但微生物群落的均匀度未发生显著变化,优势微生物类群的主导地位未改变^[37]。真菌群落的Chao1指数在不同林分密度组间无显著差异,进一步反映出真菌群落对于林分密度变化具有较高的稳定性^[34]。主坐标分析(PCoA)结果显示,不同林分密度下细菌群落结构存在显著差异。已有研究指出,细菌会根据环境条件的差异调整代谢方式,以适应环境变化并提高生存竞争力^[38]。中、低密度组的样本聚集性较高,表明其环境条件相似;而高密度组细菌群落可能因复杂的环境条件而出现分化,从而表现出显著差异^[39]。真菌群落结构在不同林分密度组间差异不显著,这可能是由于真菌能够通过菌丝体获取养分,即使在养分相对贫瘠的环境中仍能维持稳定的群落结构^[40]。线性回归分析进一步显示,细菌群落的Shannon指数和Chao1指数与林分密度呈显著正相关关系,这与已有研究一致,即复杂的环境条件可以促进微生物多样性提升^[41]。相比之下,真菌群落的 α 多样性指数与林分密度无显著相关性,进一步体现出较强的生态适应

性,使真菌群落多样性能够在不同林分密度条件下保持相对稳定^[42]。

3.3 林分密度对土壤微生物群落共现网络结构的影响

微生物网络分析在揭示微生物相互作用对于环境干扰的响应机制方面有着广泛应用^[43]。研究结果显示,高密度组的微生物网络节点和边数显著增加,表明其网络结构更为复杂^[44]。高密度林分的复杂环境增强了微生物间的互作,提高了生态系统的稳健性,然而,过多的节点数和边数可能导致资源竞争加剧,进而对微生物群落的稳定性产生负面影响^[45]。相比之下,中、低密度组的微生物网络节点和边数较少但相对平衡,更有利于微生物之间的协作,反映出更高效的资源利用策略^[46]。在这些网络中,正相关关系占据主导地位,表明刺槐人工林土壤中的微生物群落互作更多依赖于协作而非竞争^[47]。尽管微生物网络通常呈现正负关联的混合模式,但本研究中观察到的协作主导现象揭示了微生物群落不同环境条件下的灵活适应性^[34]。在中、高密度组中,细菌网络的较高平均度和平均路径长度显示出相对稳定而高效的资源共享效率;而真菌网络的平均度相对稳定,且在中密度林分中平均路径长度最低,表明中密度林分中的真菌网络资源传递效率更高,群落结构更具优化性,能够在维持结构稳定的同时灵活地响应环境变化^[48-49]。此外,中密度组的微生物网络在网络密度和聚类系数等拓扑参数上表现均衡,反映了群落内适度的连通性,既有利于资源共享,又避免了高密度林分中的过度竞争。这种平衡有利于微生物群落的稳定性与生态功能的持续发挥^[50],说明中密度林分更适于维持土壤微生物群落健康与生态功能的稳定。

自然连通度(natural connectivity)是衡量网络稳健性和抗逆性的重要指标,用于评估在节点移除后网络连通性的保持能力^[51]。研究表明,高林分密度虽然增加了细菌网络的结构复杂性,但也使其对于环境干扰的敏感性增强,降低了网络稳定性。而低、中林分密度组的细菌网络表现出更高的稳健性;在真菌群落中,中密度林分可能提供了更适宜微生物生存的环境,从而提高了真菌网络的稳健性;而过低或过高的林分密度可能对真菌网络的稳定性产生不利影响。同时,真菌网络的自然连通度均显著高于细菌网络,这表明真菌在生态适应性方

面具有优势^[48]。过低的自然连通度可能降低资源分配效率和抗逆性,而过高的自然连通度则会在资源有限的环境中加剧竞争压力^[51]。本研究发现,中密度组微生物网络的自然连通度适中,既促进了资源的高效分配,又避免了过度竞争,有利于维持微生物网络的稳定性和生态系统的健康^[47]。综上所述,当林分密度在1600~2050株·hm⁻²时,微生物网络表现出更高的稳定性与资源利用效率,而当林分密度超过2400株·hm⁻²时,微生物网络的稳定性受到限制,不利于土壤生态系统健康与资源高效利用。

3.4 土壤养分与土壤微生物群落结构的交互影响

研究发现,微生物群落结构与土壤全氮显著相关,进一步强调了氮素对微生物群落的重要影响^[52],已有研究表明,土壤氮素是影响土壤微生物群落结构的关键因素之一,而全氮更被视为细菌群落结构的有效预测因子^[53]。此外,本研究发现真菌群落结构还与铵态氮和全磷显著相关,这表明细菌和真菌群落在土壤养分需求和响应上存在差异^[54]。然而,有研究指出细菌群落对氮和磷的响应比真菌群落更为敏感^[55],该结果与本研究存在一定差异,这可能与研究区域的生态系统类型有关。例如,已有研究发现森林、草地和农田生态系统中的微生物群落对养分的敏感性普遍存在差异^[56]。此外,温度、湿度和土壤质地等因素也可能通过影响土壤理化特征间接调控微生物对养分的响应^[57]。因此,在黄土高原刺槐人工林中,真菌对氮和磷的敏感度较高可能与该地区的生态系统养分限制状态有关,相对贫瘠的水分和养分资源,可能导致微生物群落对氮、磷的响应模式显现出独特的区域性特征。

方差分解分析(VPA)结果表明,土壤养分对真菌群落结构变异的解释力显著高于对细菌群落结构的解释力,这表明在黄土高原刺槐人工林土壤中,真菌群落的结构更容易受到土壤养分含量的驱动^[58]。土壤养分对真菌群落结构的解释力显著高于对细菌群落结构的解释力,表明在黄土高原刺槐人工林土壤中,真菌群落结构更易受土壤养分含量的驱动。此外,土壤养分和林分特征对真菌群落结构的联合解释力明显高于对细菌群落的联合解释力,该结果进一步说明,真菌群落结构受到土壤养分含量与林分特征的共同调控^[59]。基于上述结果,在黄土高原刺槐人工林的生态系统管理中,应综合考虑林分特征与土壤养分的协同作用,从而实现人

工林生态系统服务功能的优化,推动人工林生态系统的健康发展与可持续经营。

4 结论

基于对黄土高原地区不同林分密度下30 a生刺槐人工林土壤养分和微生物群落的系统分析,得出以下主要结论:

(1) 高密度林分显著提高了土壤全氮、硝态氮、全碳和有机碳含量,而中密度林分中有效磷含量相对较高,其他养分含量与高密度组无显著差异。这表明适度增加林分密度可有效提升土壤养分水平,但过高密度可能降低关键养分的利用效率。

(2) 林分密度显著影响微生物群落结构,尤其在中、高密度林分中,放线菌的相对丰度显著提高,表现出更强的生态位优势。有助于增强复杂有机物的分解能力,促进土壤养分循环,优化土壤生态功能。

(3) 适度增加林分密度能够提高微生物群落多样性,从而增强土壤生态系统功能。然而,当林分密度超过2400株·hm⁻²时,微生物网络稳定性下降,不利于生态系统健康和资源高效利用。

(4) 综合分析土壤养分和微生物群落特征,建议将黄土高原刺槐人工林的林分密度控制在1600~2050株·hm⁻²,这一密度范围可以在提升土壤肥力的同时,优化微生物群落结构,从而增强人工林生态系统的稳定性与可持续发展能力。

本研究强调了合理林分密度在提升土壤养分水平、优化微生物群落结构以及维持生态系统稳定性方面的重要作用,以期为黄土高原刺槐人工林的可持续经营提供科学依据。

致谢 此次野外实验的数据获取依托于山西吉县森林生态系统国家野外科学观测研究站的支持,研究站为实验提供了必要的设备、技术指导和场地保障。通过研究站的协助,实验团队才能顺利地获取高质量数据,为后续的科学分析和研究奠定坚实的基础。最后衷心感谢实验团队全体成员的辛勤劳动和通力协作!

参考文献(References):

[1] 张璐,吕楠,程临海. 干旱区生态系统稳态转换及其预警信

号——基于景观格局特征的识别方法[J]. 生态学报, 2023, 43(15): 6486–6498. [Zhang Lu, Lü Nan, Cheng Linhai. Regime shifts and early warning signals in dryland ecosystems—an identification method based on landscape pattern characteristics[J]. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(15): 6486–6498.]

[2] 于贵瑞,郝天象,杨萌. 中国区域生态恢复和环境治理的生态系统原理及若干学术问题[J]. 应用生态学报, 2023, 34(2): 289–304. [Yu Guirui, Hao Tianxiang, Yang Meng. Ecosystem principles and main issues in regional ecological restoration and environmental governance in China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2023, 34(2): 289–304.]

[3] Kou M, Jiao J Y. Changes in vegetation and soil properties across 12 years after afforestation in the hilly-gully region of the Loess Plateau[J]. Global Ecology and Conservation, 2021, 33(6): e01989.

[4] Wang Y X, Dong G, Qu L P, et al. Ecosystem functioning of the Loess Plateau in China from vegetation restoration relied largely on climate[J]. Forests, 2023, 14(1): 27.

[5] 姜俊,陈长启,陈贝贝,等. 林分密度对北京石质山地侧柏人工林碳氮磷化学计量和养分再吸收的影响[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(10): 33–41. [Jiang Jun, Chen Changqi, Chen Beibei, et al. Effects of stand density on carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry and nutrient resorption in *Platycladus orientalis* plantations in rocky mountainous areas of Beijing[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(10): 33–41.]

[6] 王思淇,张建军,张彦勤,等. 晋西黄土区不同密度刺槐林下植物群落物种多样性[J]. 干旱区研究, 2023, 40(7): 1141–1151. [Wang Siqi, Zhang Jianjun, Zhang Yanqin, et al. Understory plant community diversity of *Robinia pseudoacacia* plantation with different densities in the loess plateau of western Shanxi Province[J]. Arid Zone Research, 2023, 40(7): 1141–1151.]

[7] 江上喜. 造林密度对6年生杉木幼林生长及林下光环境的影响[J]. 亚热带农业研究, 2022, 18(4): 223–228. [Jiang Shangxi. Effects of density on growth and understory light environment of 6-year-old Chinese fir plantation[J]. Subtropical Agriculture Research, 2022, 18(4): 223–228.]

[8] 吉佳佳,程一本,湛玲珑,等. 科尔沁沙地樟子松人工林土壤水分动态及其对降雨的响应[J]. 干旱区研究, 2023, 40(5): 756–766. [Jijijiamen, Cheng Yiben, Chen Linglong, et al. Dynamic changes in soil moisture and its response to rainfall in *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantation in Horqin Sandy Land[J]. Arid Zone Research, 2023, 40(5): 756–766.]

[9] 崔艳红,毕华兴,侯贵荣,等. 晋西黄土区残塬沟壑区刺槐林土壤入渗特征及影响因素分析[J]. 北京林业大学学报, 2021, 43(1): 77–87. [Cui Yanhong, Bi Huaxing, Hou Guirong, et al. Soil infiltration characteristics and influencing factors of *Robinia pseudoacacia* plantation in the loess gully region of western Shanxi Province, northern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2021, 43(1): 77–87.]

[10] 韦景树,李宗善,冯晓珂,等. 黄土高原人工刺槐林生长衰退的

- 生态生理机制[J]. 应用生态学报, 2018, 29(7): 2433–2444. [Wei Jingshu, Li Zongshan, Feng Xiaoyu, et al. Ecological and physiological mechanisms of growth decline of *Robinia pseudoacacia* plantations in the Loess Plateau of China: A review[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(7): 2433–2444.]
- [11] 丛微. 典型森林土壤微生物群落及其与植物的共存关系研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2020. [Cong Wei. Study on the Soil Microbial Community and Coexistence with Plants of Typical Forest[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2020.]
- [12] 王岩松, 马保明, 高海平, 等. 晋西黄土区油松和刺槐人工林土壤养分及其化学计量比对林分密度的响应[J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(8): 81–93. [Wang Yansong, Ma Baoming, Gao Haiping, et al. Response of soil nutrients and their stoichiometric ratios to stand density in *Pinus tabulaeformis* and *Robinia pseudoacacia* plantations in the loess region of western Shanxi Province, northern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(8): 81–93.]
- [13] 胡亚伟, 施政乐, 刘畅, 等. 晋西黄土区刺槐林密度对林下植物多样性及土壤理化性质的影响[J]. 生态学杂志, 2023, 42(9): 2072–2080. [Hu Yawei, Shi Zhengle, Liu Chang, et al. Effects of stand densities on understory vegetation diversity and soil physicochemical properties of *Robinia pseudoacacia* forest in loess region of western Shanxi Province[J]. Chinese Journal of Ecology, 2023, 42(9): 2072–2080.]
- [14] 黄浩博, 毕华兴, 赵丹阳, 等. 黄土高原不同密度刺槐林地土壤-微生物-胞外酶生态化学计量特征[J/OL]. 生态学报, 2025, (03): 1–11. [Huang Haobo, Bi Huaxing, Zhao Danyang, et al. Ecological stoichiometry of soil, microbial biomass, and extracellular enzyme in *Robinia pseudoacacia* with different stand densities in the Loess Plateau[J/OL]. Acta Ecologica Sinica, 2025, (03): 1–11.]
- [15] Zhao M, Sun Y R, Liu S H, et al. Effects of stand density on the structure of soil microbial functional groups in *Robinia pseudoacacia* plantations in the hilly and gully region of the Loess Plateau, China[J]. Science of the Total Environment, 2024, 912: 169337.
- [16] 常译方. 晋西黄土区典型林地土壤水分特征及模拟[D]. 北京: 北京林业大学, 2018. [Chang Yifang. Soil Moisture Characteristics and Simulation in Typical Forestlands in Loess Region of Western Shanxi Province[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2018.]
- [17] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000. [Bao Shidan. Soil Agrochemical Analysis[M]. Beijing: China Agricultural Press, 2000.]
- [18] Callahan B, McMurdie P, Holmes S. Exact sequence variants should replace operational taxonomic units in marker-gene data analysis[J]. The ISME Journal, 2017, 11(12): 2639–2643.
- [19] Tedersoo L, Tooming-Klunderud A, Anslan S. PacBio metabarcoding of fungi and other eukaryotes: Embracing full-length amplicons and completeness[J]. New Phytologist, 2018, 217(3): 1370–1385.
- [20] 贾亚捷, 杨建英, 张建军, 等. 晋西黄土区林分密度对油松人工林生物量及土壤理化性质的影响[J]. 浙江农林大学学报, 2024, 41(6): 1211–1221. [Jia Yajie, Yang Jianying, Zhang Jianjun, et al. Effects of stand density on biomass and soil physicochemical properties of *Pinus tabulaeformis* forest in the loess area of western Shanxi[J]. Journal of Zhejiang A & F University, 2024, 41(6): 1211–1221.]
- [21] 崔国龙, 李强峰, 高英, 等. 青海大通北川河源区典型植被土壤微生物群落结构特征及影响因素[J]. 干旱区研究, 2024, 41(7): 1195–1206. [Cui Guolong, Li Qiangfeng, Gao Ying, et al. Characteristics of soil microbial communities structure and influencing factors in typical vegetation in the Beichuan River source area of Datong, Qinghai[J]. Arid Zone Research, 2024, 41(7): 1195–1206.]
- [22] 仲怡铭, 陈徵尼, 王慧慧, 等. 油松人工林林分特征对密度调控的响应[J]. 森林与环境学报, 2023, 43(6): 606–613. [Zhong Yiming, Chen Zhengni, Wang Huihui, et al. Responses of stand characteristics of *Pinus tabulaeformis* plantation to density regulation[J]. Journal of Forest and Environment, 2023, 43(6): 606–613.]
- [23] Zeng X H, Zhang W J, Cao J S, et al. Changes in soil organic carbon, nitrogen, phosphorus, and bulk density after afforestation of the “Beijing-Tianjin Sandstorm Source Control” program in China [J]. Catena, 2014, 118: 186–194.
- [24] Shi S W, Peng C H, Wang M, et al. A global meta-analysis of changes in soil carbon, nitrogen, phosphorus, and sulfur, and stoichiometric shifts after forestation[J]. Plant and Soil, 2016, 407: 323–340.
- [25] 张宁宁, 黄诗浩, 雷衡, 等. 基于¹³⁷Cs示踪技术的土壤侵蚀及养分流失特征评价[J]. 生态学报, 2022, 42(22): 9274–9283. [Zhang Ningning, Huang Shihao, Lei Heng, et al. Assessment of soil erosion and nutrient loss characteristics based on ¹³⁷Cs tracer technique[J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(22): 9274–9283.]
- [26] 王梓名, 赵明明, 任云卯, 等. 主伐龄油松建筑材林生长及土壤性质对林分密度的响应[J]. 北京林业大学学报, 2022, 44(12): 88–101. [Wang Ziming, Zhao Mingming, Ren Yunmao, et al. Response of growth and soil properties of Chinese pine building timber forest at felling age to stand density[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2022, 44(12): 88–101.]
- [27] 付志高, 肖以华, 许涵, 等. 南亚热带常绿阔叶林土壤微生物生物量碳氮年际动态特征及其影响因子[J]. 生态学报, 2024, 44(3): 1092–1103. [Fu Zhigao, Xiao Yihua, Xu Han, et al. Inter-annual dynamics of soil microbial biomass carbon and nitrogen in subtropical evergreen broad-leaved forest and its environmental impact factors[J]. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(3): 1092–1103.]
- [28] Fang X M, Zhang X L, Zong Y Y, et al. Soil phosphorus functional fractions and tree tissue nutrient concentrations influenced by stand density in subtropical Chinese fir plantation forests[J]. Plos

- One, 2017, 12(10): e0186905.
- [29] 王晓, 毕银丽, 王义, 等. 沙棘林密度和丛枝菌根真菌接种对林下植物和土壤性状的影响[J]. 林业科学, 2023, 59(10): 138–149. [Wang Xiao, Bi Yinli, Wang Yi, et al. Effects of planting density of *Hippophae rhamnoides* and inoculation of AMF on understory vegetation growth and soil improvement[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2023, 59(10): 138–149.]
- [30] 刘少华, 赵敏, 王亚娟, 等. 黄土丘陵区林分密度对人工刺槐林土壤理化性质及酶活性影响[J]. 水土保持研究, 2024, 31(5): 123–129. [Liu Shaohua, Zhao Min, Wang Yajuan, et al. Effects of stand density on soil physicochemical properties and enzyme activities in *Robinia pseudoacacia* plantations in the Loess hilly-gully region[J]. Research of Soil and Water Conservation, 2024, 31(5): 123–129.]
- [31] Guo J, Wu Y Q, Wu X H, et al. Soil bacterial community composition and diversity response to land conversion is depth-dependent [J]. Global Ecology and Conservation, 2021, 32: e01923.
- [32] 张颂安, 刘轩, 赵珮杉, 等. 呼伦贝尔沙地樟子松人工林土壤细菌网络特征[J]. 干旱区研究, 2023, 40(6): 905–915. [Zhang Songan, Liu Xuan, Zhao Peishan, et al. Soil bacterial networks in *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations of the Hulunbuir Desert [J]. Arid Zone Research, 2023, 40(6): 905–915.]
- [33] Zhao F Z, Fan X D, Ren C J, et al. Changes of the organic carbon content and stability of soil aggregates affected by soil bacterial community after afforestation[J]. Catena, 2018, 171: 622–631.
- [34] Deng J J, Zhang Y, Yin Y, et al. Comparison of soil bacterial community and functional characteristics following afforestation in the semi-arid areas[J]. PeerJ, 2019, 7: e7141.
- [35] Zuo Y W, Li W Q, Zeng Y L, et al. Changes in the soil microenvironment during ecological restoration of forest parks in megacities [J]. Ecological Indicators, 2024, 66: 112261.
- [36] 刘炜璇, 李依蒙, 江红星, 等. 吉林莫莫格国家级自然保护区四种典型植物群落下土壤微生物组成的对比分析[J]. 生态学杂志, 2024, 43(10): 2988–2998. [Liu Weixuan, Li Yimeng, Jiang Hongxing, et al. Comparative analysis of soil microbial composition of four typical plant communities in Momoge National Nature Reserve, Jilin Province[J]. Chinese Journal of Ecology, 2024, 43(10): 2988–2998.]
- [37] Zhai K T, Hua Y C, Liang J W, et al. Soil microbial diversity under different types of interference in birch secondary forest in the Greater Khingan Mountains in China[J]. Frontiers in Microbiology, 2023, 14: 1267746.
- [38] 钟超, 任媛媛, 鲁安怀, 等. 低能量环境中微生物生存策略[J]. 微生物学报, 2024, 64(12): 4480–4503. [Zhong Chao, Ren Yuanyuan, Lu Anhuai, et al. Survival strategies of microorganisms in low-energy environments[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2024, 64(12): 4480–4503.]
- [39] Xu M P, Wang J Y, Zhu Y F, et al. Plant biomass and soil nutrients mainly explain the variation of soil microbial communities during secondary succession on the Loess Plateau[J]. Microbial Ecology, 2022, 83(3): 114–126.
- [40] Song Y H, Zhai J Y, Zhang J Y, et al. Forest management practices of *Pinus tabulaeformis* plantations alter soil organic carbon stability by adjusting microbial characteristics on the Loess Plateau of China[J]. Science of The Total Environment, 2021, 766: 144209.
- [41] 罗佳煜, 宋瑞清, 邓勋, 等. PGPR 与外生菌根菌互作对樟子松促生作用及根际微生态环境的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2021, 41(9): 22–34. [Luo Jiayu, Song Ruiqing, Deng Xun, et al. PGPR interacts with ectomycorrhizal fungi to promote growth of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* and to effect of rhizosphere microecological environmen[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2021, 41(9): 22–34.]
- [42] 李丹丹, 李佳文, 高广磊, 等. 科尔沁沙地樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)人工林土壤真菌群落结构和功能特征[J]. 中国沙漠, 2023, 43(4): 241–251. [Li Dandan, Li Jiawen, Gao Guanglei, et al. Soil fungal community structure and functional characteristics associated with *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations in the Horqin Sandy Land[J]. Journal of Desert Research, 2023, 43(4): 241–251.]
- [43] Xue Y Y, Chen H H, Yang J R, et al. Distinct patterns and processes of abundant and rare eukaryotic plankton communities following a reservoir cyanobacterial bloom[J]. ISME Journal, 2018, 12(9): 2263–2277.
- [44] Li W T, Liu Q H, Xie L L, et al. Interspecific plant-plant interactions increase the soil microbial network stability, shift keystone microbial taxa, and enhance their functions in mixed stands[J]. Forest Ecology and Management, 2023, 533: 120851.
- [45] Creamer R, Hannula S, van Leeuwen J, et al. Ecological network analysis reveals the inter-connection between soil biodiversity and ecosystem function as affected by land use across Europe[J]. Applied Soil Ecology, 2016, 97: 112–124.
- [46] Zarafshar M, Vincent G, Korboulewsky N, et al. The impact of stand composition and tree density on topsoil characteristics and soil microbial activities[J]. Catena, 2024, 234: 107541.
- [47] Chen J, Feng K, Hannula S E, et al. Interkingdom plant-microbial ecological networks under selective and clear cutting of tropical rainforest[J]. Forest Ecology and Management, 2021, 491: 119182.
- [48] Wang C, Shi Z Y, Li A G, et al. Long-term nitrogen input reduces soil bacterial network complexity by shifts in life-history strategy in temperate grassland[J]. iMeta, 2024, 3(3): e194.
- [49] Yang T, Tedersoo L, Liu X, et al. Fungi stabilize multi-kingdom community in a high elevation timberline ecosystem[J]. iMeta, 2022, 1(4): e49.
- [50] Li C C, Jin L, Zhang C, et al. Destabilized microbial networks with

- distinct performances of abundant and rare biospheres in maintaining networks under increasing salinity stress[J]. *iMeta*, 2023, 2(1): e79.
- [51] Gong H Y, Wang H X, Wang Y, et al. Topological change of soil microbiota networks for forest resilience under global warming[J]. *Physics of Life Reviews*, 2024, 50: 228–251.
- [52] 吴文超, 岳平, 崔晓庆, 等. 古尔班通古特沙漠土壤微生物碳氮对环境因子的响应[J]. *干旱区研究*, 2018, 35(3): 515–523. [Wu Wenchao, Yue Ping, Cui Xiaoqing, et al. Response of soil microbial biomass carbon and nitrogen deposition to precipitation and temperature in the Gurbantunggut Desert[J]. *Arid Zone Research*, 2018, 35(3): 515–523.]
- [53] Wang J Q, Shi X Z, Zheng C Y, et al. Different responses of soil bacterial and fungal communities to nitrogen deposition in a sub-tropical forest[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 755(1): 142449.
- [54] 张彤, 刘静, 韩叙, 等. 放牧对沙地樟子松林土壤养分及微生物群落的影响[J]. *干旱区研究*, 2023, 40(2): 194–202. [Zhang Tong, Liu Jing, Han Xu, et al. Effects of grazing on soil nutrients and microbial community of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* forest in sandy land[J]. *Arid Zone Research*, 2023, 40(2): 194–202.]
- [55] Chen Y C, Yin S W, Shao Y, et al. Soil bacteria are more sensitive than fungi in response to nitrogen and phosphorus enrichment[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 999385.
- [56] Chen X, Hao B H, Jing X, et al. Minor responses of soil microbial biomass, community structure and enzyme activities to nitrogen and phosphorus addition in three grassland ecosystems[J]. *Plant and Soil*, 2019, 444: 21–37.
- [57] 张韶阳, 樊丹丹, 孔维栋. 增温对干旱区土壤微生物多样性及固碳功能的影响[J]. *生态学杂志*, 2024, 43(6): 1817–1823. [Zhang Shaoyang, Fan Dandan, Kong Weidong. Effects of warming on soil microbial diversity and carbon sequestration function in drylands [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2024, 43(6): 1817–1823.]
- [58] 张蕾, 王强, 杨新月, 等. 黄土丘陵区退耕还林对土壤真菌群落的影响[J]. *环境科学*, 2023, 44(3): 1758–1767. [Zhang Lei, Wang Qiang, Yang Xinyue, et al. Effect of the process of returning farmland to forest in the Loess Hilly area on soil fungal communities [J]. *Environmental Science*, 2023, 44(3): 1758–1767.]
- [59] Haas J C, Street N R, Sjödin A, et al. Microbial community response to growing season and plant nutrient optimisation in a boreal Norway spruce forest[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 125: 197–209.

Effects of stand density on soil nutrients and microbial communities in *Robinia pseudoacacia* plantations

ZHANG Jianing¹, ZHANG Jianjun^{1,2}, LAI Zongrui¹, ZHAO Jiongchang¹,
HU Yawei¹, LI Yang¹, WEI Chaoyang¹

(1. School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

2. National Station for Forest Ecosystem Research in Jixian County, Jixian 042200, Shanxi, China)

Abstract: Soil nutrient levels and microbial community structures are critical indicators for evaluating the ecosystem services of artificial forests. In arid and semi-arid regions, which are the major distribution areas for artificial forests, the regulatory effects of stand density on soil nutrients and microbial communities remain poorly understood. This study analyzed a 30-year-old *Robinia pseudoacacia* plantation on the Loess Plateau's eastern edge. Based on Reineke's stand density effect law and regional management standards, the stands were categorized into low (950–1350 trees·hm⁻²), medium (1600–2050 trees·hm⁻²), and high (2400–3300 trees·hm⁻²) density groups. Data were collected through field surveys, soil nutrient analyses, and high-throughput sequencing of 16S rRNA and ITS. These methods systematically assessed the soil nutrient characteristics and microbial community structures and diversity across different stand densities. The study's findings indicate that as the stand density increases, the soil total nitrogen, nitrate nitrogen, total carbon, and organic carbon contents significantly increase, especially in the high-density group ($P<0.05$). Conversely, the available phosphorus content peaks in the medium-density group. The bacterial community was primarily composed of Proteobacteria (38.70%), Actinobacteria (19.37%), Gemmatimonadetes (8.23%), and Chloroflexi (7.71%), with Actinobacteria's relative abundance significantly increasing alongside the stand density ($P<0.05$). In the fungal community, Ascomycota (51.79%), Mortierellomycota (30.70%), and Basidiomycota (10.07%) were the dominant phyla. In the high-density group, bacterial and fungal community diversity was significantly enhanced, as evidenced by notable increases in the Shannon and Chao1 indices ($P<0.05$). Principal Coordinates Analysis revealed that the bacterial community structures in the medium- and low-density groups exhibited significant clustering, distinctly differing from those in the high-density group ($P<0.05$). In contrast, the fungal community structures remained relatively stable across different stand densities. The Mantel test revealed that bacterial and fungal community structures were significantly associated with TN ($P<0.05$). Cooccurrence network analysis indicated that moderate stand density increases microbial interaction strength and network complexity. However, when the stand density exceeded 2400 trees·hm⁻², the network stability decreased, potentially hindering efficient resource utilization. Maintaining a stand density of 1600–2050 trees·hm⁻² improves soil nutrient levels and enhances microbial community diversity and stability, providing a scientific basis for the sustainable management of *R. pseudoacacia* plantations on the Loess Plateau.

Keywords: stand density; *Robinia pseudoacacia* plantations; soil nutrients; microbial community; arid and semi-arid regions